

Bakalářská práce

**Životní cykly klanonožců
v pevninských vodách
- přehled literatury**

**(Life cycles of Copepods
in inland waters – a review)**

**Daniel Vondrák
katedra ekologie – oddělení hydrobiologie
Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze**

Vedoucí práce: Martin Černý

2007

Obsah

Abstrakt	3
Úvod	5
Klanonožci – charakteristika skupiny	7
Rozmnožování a vývoj klanonožců	11
Typy rozmnožování	11
Embryonální vývoj	12
Klidová vajíčka	13
Postembryonální vývoj	14
Diapausa a dormance	16
Diapausní stádia klanonožců	21
Diapausní stádia buchanek	21
Diapausní stádia vznášivek	24
Diapausní stádia plazivek	25
Faktory ovlivňující životní cykly klanonožců	26
Iniciační a terminační faktory diapausy	33
Závěr	36
Seznam použité literatury	38

Abstract / Abstrakt

Copepods (Copepoda) are widespread and numerous members of freshwater zooplankton communities. They are one of three main groups of planktonic animals of the limnetic zone of inland waters. Their individual development is complex and it includes six naupliar and five copepodid stages. Freshwater copepods habitats are characterized by a high degree of instability. Seasonal fluctuations of abiotic or biotic factors may cause conditions which threaten the survival of the copepods. Each species has a specific life cycle conditioned by these factors. The most important abiotic factors are temperature and oxygen depletion. Temperature affects the duration of the embryonic and post-embryonic development, growth rate or may even destroy habitat through freezing or drying. The most important biotic factors are fish predation and food availability. Life cycles are compromise of these conflicting selection pressures. The remarkable diversity of life cycles results from different selection pressures in the particular habitats. To avoid unfavourable environmental conditions copepods have evolved adaptive mechanism of diapause.

Klanonožci (Copepoda) jsou všudypřítomnou složkou sladkovodních zooplanktonních společenstev. Patří mezi tři nejvýznamnější planktonní skupiny živočichů limnetické zóny vnitrozemských vod. Jejich vývoj je komplikovaný, zahrnující šest naupliových a pět kopepoditových stádií. Prostředí, které sladkovodní klanonožci obývají, je charakterizováno vysokým stupněm nestability. Sezónní změny abiotických a biotických faktorů mohou způsobovat podmínky, které ohrožují jejich přežití. Každý druh má specifický životní cyklus podmíněný těmito faktory. Nejvýznamnějšími abiotickými faktory jsou teplota a vyčerpání kyslíku. Teplota ovlivňuje délku trvání embryonálního a postembryonálního vývoje, rychlost růstu a může také vést ke zničení habitatu zamrznutím nebo vysušením. Nejvýznamnějšími

biotickými faktory jsou rybí predace a dostupnost potravy. Životní cykly jsou pak kompromisem těchto protichůdných selekčních tlaků. Aby se klanonožci vyhnuli nepříznivým podmínkám prostředí, vyvinul se u nich adaptivní mechanismus diapausy.

Úvod

Skupina klanonožců (Copepoda) je všudypřítomnou složkou vodních ekosystémů. Zaujímá významné místo v potravních sítích a ovlivňuje druhové složení společenstev. Klanonožci prodělávají složitý postembryonální vývoj s velkým počtem larválních stádií. Již od počátku zájmu o tuto skupinu byly u nich pozorovány různorodé životní cykly. Nejvýraznějším projevem těchto cyklů je nacházení různých instarů či jejich poměrů ve vodním sloupci v průběhu roku a v některých obdobích i zaznamenání úplného vymizení populace ze vzorků zooplanktonu. Za svůj cíl jsem si stanovil zmapovat formou rešerše současné poznání o různých typech těchto cyklů a o interpretaci jejich ekologického významu.

V této práci se budu zabývat životními cykly tří nejvýznamnějších sladkovodních nadřádů klanonožců, to jest cykly buchank (Cyclopoida), vznášivek (Calanoida) a plazivek (Harpacticoida). Zvláštní pozornost věnuji především buchankám a vznášivkám, které jsou ve vnitrozemských vodách běžnými taxony s převážně planktonními zástupci. Ty společně tvoří – vedle vířníků (Rotifera) a perlooček (Cladocera) – jednu ze tří dominantních skupin sladkovodního zooplanktonu.

Pochopení životních cyklů klanonožců má klíčový význam pro další výzkum taxonu a případné využití těchto organismů pro bioindikaci, ve výrobě krmiv, v biologickém boji s přenašeči některých významných onemocnění nebo jako modelových organismů.

V následujících kapitolách se budu věnovat mechanismům, jejichž společným projevem jsou právě životní cykly. Po úvodní kapitole charakterizující skupinu se nejprve zaměřím na rozmnožování a vývoj klanonožců. Další kapitoly věnuji jevu diapausy a vzniku diapausních stádií, které životní cykly zásadně ovlivňují. Poslední kapitoly budou rozebírat

vliv abiotických a biotických faktorů na životní cykly klanonožců a adaptivní význam vstupu do diapausy.

Klanonožci – charakteristika skupiny

Klanonožci (Copepoda) jsou druhově početnou skupinou korýšů (Crustacea), o jejíž bohaté diverzitě máme doklady již z terciéru (Dussart a Defaye 2001). Ačkoliv jde na druhové úrovni o velmi diverzifikovanou skupinu, vykazuje anatomická stavba těla jednotlivých taxonů značnou jednotnost (Dussart a Defaye 2001). Volně žijící klanonožce vnitrozemských vod dělíme do čtyř nadřádů: Cyclopoida (buchanky), Calanoida (vznášivky), Harpacticoida (plazivky) a Gelyelloida. Nadřád Cyclopoida je reprezentován především čeledí Cyclopidae a nadřád Calanoida především čeledí Diaptomidae. Nejvíce diverzifikovanou skupinou jsou plazivky s více než 15 čeleděmi vyskytujícími se v sladkých a brakických vodách (Dussart a Defaye 2001). Recentně popsáný nadřád Gelyelloida je zatím reprezentován pouze dvěma druhy obývajícími intersticiální sladké vody (Dussart a Defaye 2001, Santer 1996). Ve sladkých vodách temperátního pásu nacházíme také tři čeledi klanonožců parazitických, které odpovídají třem nadřádům: Lernaecidae (Cyclopoida), Ergasilidae (Poecilostomatoida) a Lernaepodidae (Siphonostomatoida). Většinu druhů velikostně řadíme mezi tzv. mesozooplankton (délka těla 0,2 až 2 mm) (Dussart a Defaye 2001).

Klanonožci jsou zastoupeni především planktonními a bentickými druhy oceánských, vnitrozemských povrchových (superficiálních) a intersticiálních vod (Dussart a Defaye 2001). V marinním crustaceoplanktonu tvoří dominantní složku, kdežto v limnickém prostředí jsou početnějším taxonem perloočky (Cladocera), zejména rod *Daphnia* (Sommer a kol. 2001). Jejich výskyt je kosmopolitní, přičemž za kosmopolitní lze označit i výskyt některých konkrétních rodů a druhů (Dussart a Defaye 2001). Osídlili nejen všechny kontinenty včetně Antarktidy, ale setkáváme se s nimi i ve vysokých nadmořských výškách. Oproti tomu jsou jiné taxony zase endemity vázanými na malá území. Endemismus nacházíme zvláště u některých troglobiontních a vysokohorských druhů, dále pak u druhů ostrovních (např.

madagaskarských druhů) a vyskytujících se v geologicky starých jezerech (např. Ochrid, Bajkal, Tanganika) (Dussart a Defaye 2001). Klanonožci téměř výhradně obývají vodní prostředí, avšak některé můžeme nalézt též v prostředí terestrickém (především nadřád Harpacticoida), pokud je v něm zajištěna dostatečná humidita (Dussart a Defaye 2001). Takovým prostředím mohou být např. dutiny stromů (dendrotelmy), úžlabí listů rostlin (fytotelmy), rostlinný opad, vlhká půda, zatopené nory hlodavců, ptačí hnízda, hnízda mravenců nebo jen kokosové ořechy perforované krysami. Sekundárně obývají též prostředí vytvořená člověkem, včetně takových, jako jsou odhozené plechovky nebo vraky automobilů naplněné vodou z dešťových srážek. (Dussart a Defaye 2001).

Role klanonožců ve vodních ekosystémech je velmi významná. Tvoří důležitou složku potravních řetězců. Slouží jako potravní zdroj planktonožravým rybám a některým bezobratlým predátorům (Nilssen 1977, 1978, Papinska 1988, Rabette a Lair 1999). Nalezneme mezi nimi volně žijící zástupce živící se rozličnou potravou, potravní specialisty (stenofágní druhy), ale i druhy parazitické. Jejich potrava je velikostně různorodá. Patří do ní jak malé jednobuněčné organismy (Protozoa, sinice), tak organismy velikostně odpovídající samotným klanonožcům. Velké druhy dokonce mohou napadat rybí potěr (Dussart a Defaye 2001, Einsle 1996). Dospělci se často živí omnivorně a jejich potravou mohou být i larvální stádia jiných druhů klanonožců, popř. adulti (Dussart a Defaye 2001, Nilssen 1978). Tento jev byl pozorován též u posledního larválního stádia (Einsle 1983). Dospělci většiny druhů a jejich pozdní larvální stádia tedy dokáží být schopnými predátory. K jejich potravě patří především vířníci (Rotifera) (Brandl 2005), perloočky (Papinska 1988), larvy hmyzu, máloštětinatci (Oligochaeta) a různá heterotrofní Protozoa (Dussart a Defaye 2001). Častým jevem je také kanibalismus (Dussart a Defaye 2001, Nilssen 1978, Papinska 1988). Rostlinnou část potravy tvoří nejrozličnější autotrofní skupiny jako jsou zlativky (Chrysophyceae), zelenivky (Chlorophyceae), skrytěnky (Cryptophyta) či sinice

(Cyanobacteria) (Santer a Lampert 1995, Sommer a kol. 2001), jejichž druhové složení ve fytoplanktonu mohou zásadně ovlivnit (Sommer a kol. 2001). Obvykle jsou upřednostňovány větší pohyblivé typy řas oproti hůře stravitelným nepohyblivým typům se silnou pelikulou či buněčnou stěnou. (Kumar a Rao 1999, Sommer a kol. 2001). Jako potrava jsou využívány také některé sinice (Sommer a kol. 2001). Mladá larvální stádia (nauplia a první kopepoditi) jsou převážně herbivorní (Dussart a Defaye 2001, Nilssen 1978, Santer a Lampert 1995). Obecně můžeme říci, že u dospělých buchanek je častá omnivorie či karnivorie a u vznášivek herbivorie založená na filtraci. Plazivky patří především mezi spásáče (grazers) a detritovory (Dussart a Defaye 2001).

Klanonožci, vyjma parazitických skupin, jen zřídka žijí v soužití s jinými organismy. Nicméně některé druhy plazivek lze nalézt v žaberních dutinách raků a vzácně byla zaznamenána též přítomnost buchanek v těle živočišných hub (Porifera) (Dussart a Defaye 2001).

Pro člověka mají klanonožci význam jako mezipřenosci některých lidských patogenů, především helmintů (např. parazitických hlístic rodu *Dracunculus*), dále jako mezipřenosci patogenů domácích zvířat, a také volně žijících ptáků a ryb (Dussart a Defaye 2001). Někteří jejich zástupci jsou však naopak využíváni v biologickém boji s přenašeči významných patogenů (např. virus dengue, filárie, *Plasmodium*) jako jsou komáři (Calliari a kol. 2003). Některé druhy klanonožců, jež jsou silně závislé na určitém typu prostředí, slouží jako organismy pro bioindikaci (Dussart a Defaye 2001). Jejich vysoká nutriční hodnota je činí důležitými pro průmyslovou produkci ryb. Především mořské druhy jsou proto chovány jako potrava pro rybí plůdek (Dussart a Defaye 2001). Klanonožci mohou být též potencionálně využíváni jako lidská potrava (Dussart a Defaye 2001) či jako modelové organismy (Dahms 1995).

Ve vnitrozemských vodách jsou klanonožci – alespoň na úrovni čeledí – relativně dobře prostudovanou skupinou, nicméně v tropických regionech a vodách intersticiálních byli zatím zkoumáni jen okrajově, a proto předpokládáme, že z těchto prostředí bude v budoucnu popsáno ještě velké množství dosud nepoznaných druhů (Dussart a Defaye 2001).

Rozmnožování a vývoj klanonožců

Typy rozmnožování

Klanonožci se rozmnožují sexuálně, ale známe i vzácné případy, kdy byla v terénu pozorována partenogeneze, jež byla později také potvrzena experimentálně (Dussart a Defaye 2001, Santer 1998, Sarvala 1979).

Obě pohlaví jsou u dospělců a u posledního kopepoditového stádia (C5) morfologicky dobře odlišitelná. Samci dorůstají menší velikosti než samice (Dussart a Defaye 2001, Einsle 1996). Poměr pohlaví v populaci může značně kolísat (Maier 1990), a to především v nehomogenním prostředí, kde se mezi nimi může projevit rozdílné chování nebo preference jiného habitatu (Dussart a Defaye 2001, Sarvala 1979). Změny v poměru pohlaví mohou být také výsledkem adaptace na lokální ekologické podmínky (Dussart a Defaye 2001). Poměr pohlaví může být na kratší dobu ovlivněn diapausou, po jejímž skončení se kopepoditová stádia samců vyvíjí v dospělce rychleji než kopepoditová stádia samic (Vijverberg 1977). Změnu tohoto poměru může vyvolat i velikostně selektivní predace ze strany ryb, při které jsou upřednostňováni větší jedinci, tj. samice (Nilssen 1978, Vijverberg 1977).

Ačkoliv je partenogenetické rozmnožování u jiných sladkovodních skupin korýšů (např. Cladocera, Ostracoda) běžné, u klanonožců bylo zaznamenáno jen zcela výjimečně (Sarvala 1979). Sarvala (1979) popisuje partenogenezi u plazivky druhu *Canthocamptus staphylinus* (Jurine) z oligotrofního jezera ve Finsku. U tohoto druhu je současně přítomno sexuální rozmnožování, ale počet samců v některých populacích je minimální a minimální je také počet nacházených oplodněných samic (samic se spermatofory). Právě v těchto populacích dominuje partenogeneze. Ta je dále známa u plazivek *Epactophanes richardi*

Mrázek (Nielsen 1966, podle Santer 1998) a *Elaphoidella bidens* (Schmeil) (Roy 1931, podle Sarvala 1979) z čeledi Canthocamptidae a rovněž u některých zástupců čeledi Parastenocarididae (Dussart a Defaye 2001). Velmi malý počet samců se vyskytuje i u jiných druhů rodu *Elaphoidella*, jako je *E. elaphoides* (Chappuis), *E. leruthy* Chappuis (Sarvala podle Chappuis 1955) a *E. grandidieri* (Guerne a Richard) (Sarvala 1979 podle Lang 1948), a proto u nich případná partenogeneze není vyloučena.

Partenogeneze může plazívkám poskytovat selektivní výhodu. Prodlužuje reprodukční období, protože se jedinci nemusí věnovat vyhledávání sexuálního partnera, a samci neodebírají samicím potravní zdroje. V důsledku toho se zvětšuje reprodukční úspěšnost. Krom toho partenogeneze umožňuje také snazší založení populace na nové lokalitě (Dussart a Defaye 2001, Santer 1998).

Detailní studie o životních cyklech klanonožců nejsou početné, a tak je naprostá výjimečnost partenogenetického způsobu rozmnožování v rámci této skupiny možná jen zdánlivá.

Embryonální vývoj

Po oplození se vajíčka klanonožců dostávají do vody nebo zůstávají ve vaječném váčku (ovisaku) samice. Počet vaječných váčků vytvářených dospělými samicemi je pro jednotlivé skupiny klanonožců specifický. Buchanky mají vaječné váčky dva, plazivky jeden a vznášivky buď jeden nebo se u nich žádné vaječné váčky nevytvářejí. Vajíčko má kulovitý tvar a je chráněno více či méně chitinizovaným obalem. Tvoří jej primordiální buňka a zásobní žloutek. Vajíčko (zygota) hned po oplození začíná tyto zásoby využívat a započíná tak embryonální vývoj. Doba trvání embryonálního vývoje závisí na mnoha faktorech, z nichž nejvýznamnější je teplota (Burgis 1970, Dussart a Defaye 2001, Einsle 1996, Jamieson

a Santer 2003). Po jeho dokončení je vaječný váček, pokud v něm vývoj dosud probíhal, samicí uvolněn a mladé larvy ze začínají hromadně líhnout. Počet vajíček ve vaječném váčku je druhově specifický, ale závisí též na fyzické kondici matky (Dussart a Defaye 2001, Nilssen 1977). Velikost vajíček a jejich počet ve snůšce mohou být negativně ovlivněny nedostatkem potravních podmínek, ve kterých žila matka, a také věkem matky, neboť během reprodukce dochází u samic k úbytku lipidových zásob (Jamieson a Santer 2003).

Klidová vajíčka

V embryonálním vývoji může dojít k jistým modifikacím. Pokud je vývoj oplodněného vajíčka (embrya) pozastaven ve fázi blastuly nebo gastruly, nazýváme jej vajíčkem klidovým (též diapausní vajíčko) (Couch a kol. 2001, Dussart a Defaye 2001). U tohoto typu vajíčka bývá vytvořen další vnější ochranný obal. Tento obal může být různě silný a někdy jsou na jeho povrchu patrné granulovité struktury nebo trny (Dussart a Defaye 2001, Hairston a Olds 1984, Couch a kol. 2001). Klidová vajíčka jsou velmi rezistentní. Dokáží přečkávat dlouhá období vysušení dočasných nádrží, průchod trávicím traktem ryb (Hairston a Olds 1984) i bakteriální degradaci (Dahms 1995). V sedimentech dna je nacházíme samostatně, nebo vzácněji ve vaječných váčcích dospělých samic, u kterých probíhá tzv. diapauza (Dussart a Defaye 2001). Embryonální vývoj klidového vajíčka opět nastává až po obnovení příznivých podmínek v okolním prostředí (např. po opětovném zatopení nádrže vodou) (De Stasio 1989, Dussart a Defaye 2001).

Postembryonální vývoj

U klanonožců nacházíme velmi komplikovaný postembryonální vývoj s celkem 11 larvami (Dussart a Defaye 2001, Einsle 1996). Při každém svlékání postupně přibývají somity a tělní přívěsky (Dussart a Defaye 2001). První larva vylíhlá z vajíčka se nazývá nauplius (N1, orthonauplius) (Dussart a Defaye 2001, Einsle 1996). Má tři páry končetin: antenuly, anteny a mandibuly. Je málo pohyblivá, a protože nemá dosud vytvořeno ústní ústrojí, vyživuje se ze zbylého žloutku. Její tělo je nesegmentované, se dvěma postranními brvami, které jsou základem budoucí furky (Dussart a Defaye 2001). Následuje dalších pět naupliových larev (N2 až N6, metanauplius), u kterých se postupně objevují všechny ústní přívěsky přítomné u dospělců (Dussart a Defaye 2001, Einsle 1996). Sedmá až jedenáctá larva se nazývá kopepodit (C1 až C5). Během přeměny N6 v C1 dochází k nejzásadnějším změnám ve stavbě těla, neboť to se zvětší, začíná další vývoj anten, mandibul i ostatních ústní přívěsků, dále vzniká první pár plovacích nožek a především se objevuje segmentace těla. Všechna kopepoditová stádia již tělem připomínají dospělé (Dussart a Defaye 2001, Einsle 1996). Až do stádia C5 přibývá u každého následujícího svlékání další somit s jedním párem plovacích nožek (Dussart a Defaye 2001, Einsle 1996). Postembryonální vývoj u buchanek a vznášivek je velmi podobný (jisté odlišnosti jsou např. v utváření končetin). Významnější odlišnosti nalézáme u plazivek, kde panuje nejednotnost i mezi jednotlivými druhy (dokonce nejednotnost v počtu larválních stádií) (Dussart a Defaye 2001).

Délka trvání postembryonálního vývoje závisí na různých abiotických a biotických faktorech prostředí (Dussart a Defaye 2001). U plazivek z podzemních vod je signifikantně delší než u sladkovodních bentických plazivek (Dussart a Defaye 2001). Především zvyšování teploty má zásadní pozitivní vliv na rychlost vývoje larválních stádií (Vijverberg 1977). V některých případech však může zároveň vést ke zvýšení mortality (Burgis 1970, Frisch

2001) a při extrémně vysokých teplotách i k pozastavení vývoje (Burgis 1970). Důležitá je také dostupnost potravy (Smyly 1968). Kumar a Rao (1999) popisují u buchanky druhu *Mesocyclops thermocyclopoides* reprodukční rychlost a rychlost dospívání podstatně vyšší u jedinců s živočišnou stravou než u jedinců se stravou tvořenou fytoplanktonem a maximální u stravy směsné, což pravděpodobně odráží adaptivní význam omnivorie pro tento druh.

Podle příznivosti podmínek prostředí jsou klanonožci schopni během roku vytvářet různý počet generací. Např. druh *Cyclops strenuus* Fischer v nádržích v záplavové nivě Odry popisuje Frisch (2001) jako druh jednogenerační či dvougenerační v závislosti na teplotních podmínkách. Oproti němu se *Cyclops insignis* Claus na stejných lokalitách projevuje jako druh striktně jednogenerační (Frisch 2001). Tropické druhy klanonožců známe typicky jako mnohogenarační s krátkým postembryonálním vývojem (Burgis 1970). Celoroční reprodukce je přítomna i u druhů z velkých nádrží v temperátním pásu (Vijverberg 1977). Vlivem podmínek extrémně nepříznivých pro postembryonální vývoj může ale také dojít k jeho prodloužení až na dobu delší než jeden rok. Elgmork (1962, 1967, 1981, 1989) popisuje tento případ u populace *Cyclops scutifer* Sars z jezer v jižním Norsku, kde je postembryonální vývoj někdy prodloužen na tři a možná až čtyři roky.

Diapausa a dormance

Diapausa je přerušení ve vývoji jedince, které je indukováno nutnými fyziologickými změnami (Dussart a Defaye 2001). Nastává pouze u jednoho vývojového stádia a je tedy pravidelná. Vnější faktory ji ovlivňují jen druhotně (Dussart a Defaye 2001). Elgmork a Nilssen (1978) ji popisují jako proces ekvivalentní diapause známé u hmyzu (Insecta). Dormance je oproti tomu přerušení vývoje vyvolané vnějšími podmínkami prostředí (Dussart a Defaye 2001). Je reversibilní a zahrnuje více vývojových stádií (Dussart a Defaye 2001). Navíc můžeme rozlišit různé úrovně diapausy, od strnulosti se zachováním některých zbytkových pohybů (např. peristaltika střeva) až po zdánlivou absenci života spojenou se změnami zbarvení a průhlednosti živočicha (Dussart a Defaye 2001). Formou diapausy je i vznik trvalých vajíček (Dussart a Defaye 2001). Dahms (1995) považuje dormanci za pojem nadřazený pojmům diapausa a „klidové období“ (quiescence), přičemž diapausa je indukována určitými spouštěcími faktory u konkrétních stádií a „klidové období“ je reakcí populace na nepříznivé podmínky typu snížení teploty či nedostatek potravy.

V odborné literatuře se většinou pojmy diapausa a dormance nerozlišují a jsou brány jako synonyma (Dahms 1995). Z tohoto důvodu je ani v této práci nebudu rozlišovat. Termín diapausa zde bude používán ve smyslu diapausa s. l.

Pro malé organismy s omezenou možností aktivní migrace, jimiž jsou i klanonožci, je diapausa jedinou strategií pro překonání přespříliš nepříznivých období (Dahms 1995, Elgmork 1967, Frisch 2002, Santer 1998). Vedle poskytnutí refugia proti těmto podmínkám zajišťuje dále synchronizaci růstu a reprodukce s příznivými abiotickými a biotickými podmínkami (Santer 1998). Diapausa je společně s natalitou a velikostně závislou mortalitou také určujícím faktorem pro věkové složení populace (Vijverberg 1977).

To, že je jev diapausy pro klanonožce považován za charakteristický, vyplývá spíše z toho, že ji známe u nejvýznačnějších sladkovodních skupin, tj. u buchaneč (Cyclopoida), vznášivek (Calanoida) a plazivek (Harpacticoida). U dalších skupin klanonožců – Platycopioidea, Mormonilloidea, Poecilostomatoida, Siphonostomatoida, Monstrilloidea, Misophrioida, Gellyoida – ji dosud neznáme (Dahms 1995).

Fenomén diapausy je především znám z temperátního pásu, kde dochází ke změnám životních podmínek ve vodním prostředí díky pravidelnému střídání ročních období (Dahms 1995, Dussart a Defaye 2001, Nilssen 1978, Santer 1996). Tendence k výskytu diapausy klesá společně s klesající zeměpisnou šířkou a naopak (Dahms 1995, Nilssen 1978). Diapausa však nebyla nikdy zaznamenána v alpinském a arktickém prostředí (Nilssen 1978). Podobnou nestálost životních podmínek jako v temperátním pásu nalézáme také u dočasných nádrží, ve kterých se proto s diapausou setkáváme téměř bez ohledu na zeměpisnou šířku, včetně tropických oblastí (Rzóska 1961). V trvalých nádržích temperátního pásu vstupuje někdy do diapausy jen část populace (např. u buchanky druhu *Cyclops scutifer* Sars), zatímco jiná část zůstává aktivní a pokračuje v reprodukci (Nilssen 1977, Einsle 1996). V podmínkách tropů, kde jsou dostupnost potravy a míra predace konstantní, klanonožci diapausu nevykazují (Burgis 1971, podle Santer 1998). Důvodem je nákladnost této strategie s ohledem na výkonnost reprodukce, kvůli které je výhodné zůstat aktivní ve vodním sloupci a rozmnožovat se po celý rok. Kontinuální rozmnožování bez diapausy známe také u druhů z tekoucích vod, kde může sloužit ke kompenzaci odnosu juvenilů proudem (Santer 1998). Druhy obývající alpinské a arktické prostředí jsou adaptované na extrémní podmínky, a tak dokáží trvale snášet nízké teploty a nízkou dostupnost potravy (Santer 1998). Pomocí pomalé, ale nepřetržité reprodukce stačí kompenzovat svou relativně velmi nízkou mortalitu (Santer 1998, Elgmork 1989).

Diapausní stádia nalézáme nejen na povrchu usazenin dna, ale i uvnitř sedimentu v hloubce až několika desítek centimetrů, což ukazuje na jejich schopnost aktivní penetrace (Elgmork 1967). Tento předpoklad je podpořen i přítomností starších a silnějších instarů buchaneč hlouběji v sedimentu (Elgmork 1967, 1981). Pro pronikání do sedimentu slouží u buchaneč plovací nožky a furka (Wierzbicka 1962). Početnost diapausních stádií směrem do sedimentu prudce klesá (Elgmork 1967, Frisch 2002, Hairston a kol. 1995, Wierzbicka 1962). Jejich prostorová distribuce na ploše dna není nahodilá a liší se mezidruhově i vnitrodruhově. Dochází k výběru specifické oblasti dna a pronikání do ní (Elgmork 1967, Kurashov 1996). U některých druhů (např. u *Cyclops scutifer* Sars) je tendence preferovat nejhlubší části nádrží, což může vést k obrovským koncentracím diapausních stádií na omezené oblasti dna (Elgmork 1962, 1968, Rabette a Lair 1999). Oproti tomu Szlauer (1963) popisuje u druhu *Mesocyclops leuckarti* (Claus) maximální početnost diapausních stádií v konkrétní hloubce, což vede k vytvoření jakéhosi pásu po obvodu nádrže, a jen nízkou početnost v nejhlubší části. Sekundárně může docházet i k ovlivnění prostorové distribuce vodními proudy (Maier 1990, podle Dussart a Defaye 2001).

Denzita diapausních stádií může být velmi vysoká. Na ploše 1 m² lze nalézt desetitisíce, statisíce a ve výjimečných případech až miliony diapausních jedinců (Elgmork 1962, Frisch 2001, Hairston a kol. 1995, Kobari a Ban 1998, Papinska 1988, Rabette a Lair 1999, Smyly 1977, Szlauer 1963).

Wierzbicka (1962) dokládá potřebu kontaktu kopepoditových stádií buchaneč se substrátem dna při vstupu do diapausy. Kopepoditi buchanky druhu *Cyclops bohater* Kozminski držení bez přístupu k sedimentům sice nedokázali vstoupit do diapausy, ale i přesto byli schopni dosáhnout dospělosti. Podmínkou vstupu do diapausy tak může být anaerobní prostředí, které je v sedimentech přítomno (Wierzbicka 1962). Frisch (2001) u C4 druhu *Cyclops strenuus* Fischer experimentálně prokázala, že diapausní stádium není schopné

přežít v době vysušení dočasné nádrže ani při 100 % vzdušné vlhkosti, pokud v sedimentech dna nejsou přítomny makropóry obsahující vodou.

Elgmork a Nilssen (1978) rozlišují 5 fází diapausy. První je přípravná fáze (preparatory phase) charakterizovaná u klanonožců fyziologickými změnami a kumulací jedinců v blízkosti dna. Druhá je indukční fáze (induction phase), ve které nastává rychlý přechod do klidového stádia. Ve třetí, nejdelší fázi (refraction phase) dochází ke vzdorování nepříznivým podmínkám ve strnulém stavu. Čtvrtá fáze je aktivační (activation phase), kdy stupeň strnulosti klesá a objevují se první vylíhlí jedinci. Poslední fáze (termination phase) je velmi krátká a pojí se s opuštěním sedimentu téměř všech diapausních jedinců.

Délka strnulosti a její míra se obvykle liší mezidruhově (Vijverberg 1977). Rozdílná může být také u jedinců stejného druhu, a to mezi různými diapausními stádii (pokud do diapausy vstupuje více stádií najednou) nebo mezi stejnými instary v různých životních podmínkách (např. v rozdílné hloubce dna či rozdílné hloubce uložení v sedimentu) (Vijverberg 1977). Obvyklá délka stavu strnulosti je několik měsíců (Naess a Nilssen 1991, Vijverberg 1977). Míra strnulosti je obvykle pozitivně korelována s délkou třetí fáze diapausy a pravděpodobně i s mírou nepříznivosti podmínek na daném místě (Elgmork a Nilssen 1978, Vijverberg 1977). Nebyla však potvrzena signifikantní korelace mezi stupněm strnulosti a faktory místa diapausy jako jsou jeho průměrná teplota, obsah kyslíku, obsah kyslíku na počátku diapausy či trofie (Elgmork a Nilssen 1978). Jako signifikantní se jeví období indukce diapausy, které je úzce spojeno s fotoperiodou a teplotou. Míra strnulosti může být ovlivněna i během diapausy díky probíhajícím fyziologickým změnám (Elgmork a Nilssen 1978). Adaptivní význam těchto rozdílů ve strnulosti lze v jednotlivých případech jen obtížně interpretovat (Elgmork a Nilssen 1978, Elgmork 1996).

Rychlost mortality během diapausy se různí mezi odlišnými prostředími i druhy (Frisch 2002). Obecně však platí, že větší mortalita bývá zaznamenávána u diapausních stádií,

která se svlékla krátce před vstupem do diapausy, než u těch, která se svlékla už před delší dobou (Elgmork a Nilssen 1978, Frisch 2001).

Diapausní stádia klanonožců můžeme rozdělit do dvou skupin, kterými jsou letní diapausní stádia s diapausou iniciovanou na počátku léta (tzv. letní diapausa) a zimní diapausní stádia vstupující do diapausy na podzim (tzv. zimní diapausa) (Elgmork 1967, Nilssen 1978, Santer 1998). U některých druhů známe z různých habitatů letní i zimní diapausní stádia (např. u druhu *Cyclops abyssorum* (Kozminski)) (Santer 1998) nebo, jako v případě druhu *Cyclops vicinus* Uljanin, i obě diapausní stádia v životním cyklu jedné populace (Kobari a Ban 1998).

Diapausní stádia klanonožců

Životní cykly mnoha planktonních druhů klanonožců jsou charakterizovány pravidelným vymizením populace z vodního sloupce. Tento jev byl objasněn na přelomu 19. a 20. století pomocí odběrů sedimentů dna, ve kterých byla jako první nalezena klidová vajíčka vznášivek a diapausní stádia plazivek a buchanek v podobě encystovaných dospělců (Elgmork 1962, Szlauer 1963). Další typy klidových stádií byly objeveny především v průběhu 50. let 20. století (Elgmork 1967, Vijverberg 1977). Dnes známe různá diapausní stádia u buchanek, vznášivek i plazivek.

Diapausní stádia buchanek

Nejčastějšími diapausními stádii buchanek jsou čtvrté a páté kopepoditové stádium (C4 a C5) (Einsle 1996, Elgmork 1967, Frisch 2002, Kobari a Ban 1998, Dussart a Defaye 2001). Vijverberg (1977) popisuje přítomnost těchto dvou diapausních stádií u druhu *Cyclops vicinus* Uljanin a dokládá, že ve sledovaných nádržích v různé míře převažuje buď C4 nebo C5. U druhu *Mesocyclops leuckarti* Claus zase, stejně jako Szlauer (1963), dokládá jako většinové diapausní stádium pouze C5 a C4 jen jako diapausní stádium menšinové. Předpokládá, že upřednostnění C5 před C4 může být důsledkem potřeby rychlé reprodukce ihned po ukončení diapausy.

Do diapausy mohou vstupovat také jiná kopepoditová stádia. Takový případ nacházíme např. u druhu *Cyclops vicinus* Uljanin, kde je vedle většinového C4 využíván i C3 (Vijverberg 1977). Asi nejrozmantější tvorbu diapausních stádií popisuje Elgmork (1962, 1967, 1981) u druhu *Cyclops scutifer* Sars, kdy během výjimečně dlouhého tříletého vývoje

vstupují do diapausy nejdříve C2 a C3 a v dalším roce pak C4 a C5. Diapausní stádium může být také pouze jedno, jako C4 u druhu *Diacyclops bicuspidatus* (Rehberg) (Vijverberg 1977). Skutečnost, že mnozí zástupci buchanek mají dvě a více diapausních stádií, zásadně odlišuje diapausu klanonožců od diapausy známé u hmyzu, kde bývá diapausní stádium jen jedno (Elgmork 1967).

Produkce diapausních stádií může být modifikována v reakci na různé podmínky prostředí, které jsou aktuálně přítomny před započítáním diapausy. Vijverberg (1977) tento jev popisuje na terénním pozorování u druhu *Acanthocyclops robustus* (Sars), kdy v první pozorované sezóně vstupovali do diapausy C3 a C4 a v sezóně následující C4 a C5, a zároveň upozorňuje na možnou souvislost s rozdíly v teplotním průběhu a tvorbě ledové krusty mezi oběma sezónami.

U druhu *Cyclops strenuus* Fischer je známo, že v některých populacích do diapausy vstupují místo nejčastějšího C4 adultní oplodněné samice s malým podílem C5 (Naess a Nilssen 1991). Výhodou této strategie je možnost okamžité produkce vajíček a líhnutí N1 ihned po ukončení diapausy (Naess a Nilssen 1991, Santer 1998). U některých druhů buchanek jsou popsány i neoplozené dospělé samice vstupující do diapausy, ale význam této strategie je neznámý, neboť samci do diapausy nevstupují (Naess a Nilssen 1991). Neoplozené diapausní samice popisuje Elgmork (1967) u druhů *Mesocyclops edax* (Forbes), *Eucyclops lilljeborgi* (Sars) a *Macrocylops albidus* (Jurine).

Před vstupem do diapausy dochází u buchanek k dobře pozorovatelným morfologickým změnám. Jde především o vyprázdnění střeva od potravních partikulí a zvýšení počtu a velikosti tukových kapének v tělní dutině (Elgmork a Nilssen 1978, Frisch 2001, Santer 1998, Vijverberg 1977, Wierzbicka 1962). Dále dochází k rozsáhlým fyziologickým změnám (Baud a kol. 2004). V průběhu diapausy nalézáme buchanky v charakteristické poloze s antenulami směřujícími dozadu, tělem ohnutým v pravém úhlu

a plovacími nožkami složenými anteriorně (Dussart a Defaye 2001, Santer 1998, Wierzbicka 1962). Jejich pohybová aktivita a odpověď na mechanické stimuly jsou omezené (Frisch 2001, Santer 1998, Wierzbicka 1962). Elgmork (1962, 1981) dále u diapausních kopepoditů popisuje specifické hnědavé až žluto-zelenavé zbarvení a oranžovou barvu tukových kapének. Vijverberg (1977) charakterizuje jejich zbarvení jako tmavé. U některých jedinců je přítomen ochranný obal kolem těla (Elgmork 1967). Dussart a Defaye (2001) jej popisují jako abdominální zátky uzavírající trávicí trakt a slizovou vrstvu s usazeninami obalující každou stranu hlavohrudí. Frisch (2002) uvádí u C4 druhu *Cyclops insignis* Claus ochranný obal pouze ve formě útvarů na bocích hlavohrudí. Furkální brvy nejsou součástí cysty (Baud a kol. 2004). Tuto encystaci známe u rodů *Cyclops*, *Microcyclops* a *Metacyclops* (Dahms 1995). Baud a kol. (2004) ji popisují také u druhu *Diacyclops thomasi* Forbes. Diapausu bez encystace známe u rodů *Thermocyclops*, *Mesocyclops*, *Cyclops*, *Acanthocyclops*, *Diacyclops*, *Eucyclops* a *Macrocyclops* (Dahms 1995). Diapausní stádia mají schopnost tolerance k anaerobnímu prostředí a přežívání v prostředí s vysokou koncentrací kyanidu, který inhibuje oxidativní metabolismus (Elgmork a Nilssen 1978). Dokonce i diapausní kopepoditi bez encystace jsou schopni přežít úplné vyčerpání kyslíku a přítomnost toxického H₂S v sedimentu (Santer 1998).

U buchanek je známa i tzv. aktivní diapausa (Naess a Nilssen 1991, Santer 1998). Projevuje se jako pozastavení vývoje a reprodukce u jedinců se zachovanou pohybovou aktivitou, kteří tak mohou nadále zůstat v pelagiálu (Santer 1998). Po ukončení aktivní diapausy se populace rychle dostává do reprodukční fáze (Naess a Nilssen 1991), a proto je tato strategie velmi výhodná v nádržích s menšími výkyvy podmínek prostředí, kvůli kterým není nutné hledat refugium v sedimentu (Santer 1998). Aktivní diapausa by tak mohla být evolučním předstupněm pasivní diapausy (Santer 1998).

Diapausní stádia vznášivek

U sladkovodních vznášivek je diapausním stádiem klidové vajíčko (resting egg) (Dussart a Defaye 2001). Základní charakteristiku klidových vajíček jsem zařadil již do kapitoly o rozmnožování a vývoji klanonožců, a proto se nyní zaměřím na jejich ekologický význam.

Klidová vajíčka jsou odolná proti vysokým i nízkým teplotám, vysychání a anaerobním podmínkám (Couch a kol. 2001, Dussart a Defaye 2001, Frisch 2002). Tyto vlastnosti jsou výhodné především v dočasných nádržích, kde vznášivky produkují výhradně tento typ vajíček (Hairston a Olds 1984). Diapausa vznášivek je oproti diapause probíhající u bucharek dlouhodobým procesem (Hairston a kol. 2000). Po znovunastolení příznivých podmínek se klidová vajíčka nelíhnou všechna najednou, ale část jich nadále zůstává v sedimentu (Hairston a kol. 1995, 2000). V laboratorních podmínkách bylo ověřeno, že neztrácí schopnost líhnouti ani po několika desítkách let (Dussart a Defaye 2001). Hairston a kol. (1995) ve své práci uvádějí věk nejstarších jimi pozorovaných živých klidových vajíček na 400 let a věk nejstaršího úspěšně vylíhlého klidového vajíčka na 330 let.

Postupnou kumulací různě starých klidových vajíček na dnech nádrží se vytváří tzv. banka vajíček (egg bank), která je ekvivalentem semenných bank terestrických rostlin (De Stasio 1989). Slouží v první řadě jako jakýsi pufr proti fluktuacím populační denzity vznášivek a jejich možné lokální extinkci (De Stasio 1989, Santer 1998). Semenná banka má ale ještě druhý význam. Jelikož generace jedinců vylíhlých v jedné sezóně pochází ze směsi různě starých klidových vajíček, je tato generace neovlivněná případnými nepříznivými podmínkami v sezóně předcházející (De Stasio 1989).

Právě u klidových vajíček vznášivek jsou známy nevyšší denzity mezi diapausními stádii. Nacházíme jich až několik milionů na 1 m² (např. Smyly 1977). Proti procesu depozice nových vajíček působí procesy líhnutí, predace, degradace a stárnutí (De Stasio 1989).

U vznášivek též známe aktivní diapausu obdobnou té, která je popsána u buchanek (Pasternak, osobní sdělení 1997, podle Santer 1998).

Produkce klidových vajíček byla u sladkovodních vznášivek zatím potvrzena u rodů *Diaptomus*, *Onychodiaptomus*, *Leptodiaptomus*, *Aglaodiaptomus*, *Acanthodiaptomus*, *Scotodiaptomus*, *Eurytemora*, *Epischura* a *Limnocalanus* (Dahms 1995).

U mořských vznášivek známe i vytváření neencystujících diapausních kopepoditových stádií a diapausních naupliových stádií (Dahms 1995).

Diapausní stádia plazivek

Diapausními stádii sladkovodních plazivek jsou encystovaní dospělci (Elgmork 1967, Sarvala 1979) a trvalá vajíčka (Santer 1998). Díky malé pozornosti, která byla plazivkám dosud věnována, je však jen málo dokladů o životních cyklech jednotlivých zástupců této skupiny (Santer 1998).

Produkce klidových vajíček je popsána u druhů *Canthocamptus arcticus* (Borutzki 1929 podle Santer 1998) a *Epactophanes richardi* (Nilssen 1966 podle Santer 1998). Encystovaní dospělci (samci a oplozené či neoplozené samice) jsou známy jen u jediného sladkovodního druhu *Canthocamptus staphylinus* (Sarvala 1979, Kurashov 1996) a u mořského druhu *Heteropsyllus nunni* (Dahms 1995). Cysta s dospělcem je vždy chráněna slizovou vrstvou obalenou okolním detritem (Dussart a Defaye 2001, Sarvala 1979). U mořských plazivek se vyskytují ještě diapausní naupliová stádia a v jednom případě (plazivka *Drescheriella racovitza*) i diapausní kopepoditi bez encystace (Dahms 1995).

Faktory ovlivňující životní cykly klanonožců

Volně žijící klanonožce můžeme nalézt téměř ve všech typech vnitrozemských vod (Dussart a Defaye 2001). Tato prostředí jsou často charakterizována vysokým stupněm nestability (Santer 1996, Dussart a Defaye 2001). Sezónní změny abiotických a biotických faktorů mohou způsobovat podmínky, které ohrožují přežití klanonožců (Santer 1996, Dussart a Defaye 2001). Životní cykly představují strategie, které se vyvinuly pro přežití těchto nepříznivých podmínek (Santer 1998). Pokud jsou podmínky prostředí po část sezóny příliš nepříznivé, je v životním cyklu pro jejich překonání využit mechanismus diapausy (Dussart a Defaye 2001).

Faktory indukující vstup do diapausy ani primární důvody, kvůli kterým jednotlivé populace klanonožců do diapausy vstupují, nejsou dosud uspokojivě objasněny. Role změn konkrétních abiotických a biotických faktorů prostředí, stejně jako role jejich interakcí, jsou většinou nejasné (Dahms 1995, Dussart a Defaye 2001, Einsle 1996). Jejich pochopení znesnadňuje také obrovská variabilita mezi životními cykly jednotlivých druhů a produkce různých typů diapausních stádií (Dahms 1995, Dussart a Defaye 2001, Naess a Nilssen 1991). Do značné míry zůstává neobjasněna rovněž neurologická, endokrinní a metabolická fyziologie diapausních jedinců, která by mohla vliv faktorů prostředí ozřejmit (Dahms 1995).

Vznik diapausních stádií byl nejprve považován za přizpůsobení druhů žijících v litorálu a v dočasných vodách, kde abiotické faktory prostředí vykazují největší fluktuace (Elgmork 1967). Diapausní stadia klanonožců ale známe i ze dna velkých vodních nádrží, ve kterých jsou abiotické faktory mnohem stabilnější (Elgmork 1967, Dahms 1995, Nilssen 1978). Tento fakt tedy původní hypotézu vyvrací (Elgmork 1967). I ve velkých trvalých nádržích tedy musí existovat pravidelné změny faktorů prostředí, kvůli kterým klanonožci

vstupují do diapausy. Dočasné nádrže však mohou být původním místem vzniku diapausy (Sarvala 1979).

Ačkoliv se jeví jako velmi obtížné interpretovat životní cykly konkrétních druhů či vliv jednotlivých faktorů na životní cykly všech klanonožců, můžeme popsat tyto životní cykly mnohem snáze pomocí vlastností, které se pro ně ukazují být společné. Nilssen (1978) takto popisuje životní cykly jako výsledky různých, často protichůdných selekčních tlaků. Životní cykly jsou tedy adaptivními odpověďmi na interakci různých podmínek prostředí (Santer 1998). Většina životních cyklů pak může být odvozena ze základního typu, který je dále modifikován sezónně selektivními procesy okolního prostředí (Nilssen 1978). Mezi nejdůležitější selekční tlaky patří predace, kompetice a změny některých abiotických faktorů (Dahms 1995, Dussart a Defaye 2001, Elgmork 1967, Nilssen 1977, 1978, Santer 1998, Wierzbicka 1962).

Za základní model, který je u klanonožců dále modifikován, bere Nilssen (1978) zjednodušenou formu životního cyklu buchaneč, které jsou, co do životních cyklů, nejlépe poznanou skupinou. Buchaněky potřebují synchronizovat přítomnost svých mladých herbivorních stádií (nauplií, C1, C2 a C3) s co možná největší možnou denzitou adekvátní potravy, která v temperátním pásu bývá přítomna v podobě jarního maxima fytoplanktonu (Dahms 1995, Nilssen 1978). Stejnou tendenci ale nalézáme u jejich potravních kompetitorů, jimiž jsou především perloočky, vířníci a vznášivky (Nilssen 1978). Tyto skupiny jsou i kompetičně silnější (Sommer a kol. 2001). Vysoká denzita herbivorního planktonu navíc přitahuje pozornost predátorů, jako jsou dravé perloočky, larvy rodu *Chaoborus* (Diptera) a dospělé buchanky (Nilssen 1978). Výsledkem je různě silný predáční a kompetiční tlak na herbivorní stadia buchaneč (Nilssen 1978). Obdobným selekčním tlakům čelí i C4, C5 a dospělci (Nilssen 1978). Významnějším selekčním tlakem u této druhé skupiny je, kvůli

jejímu omnivornímu způsobu života, velikostně selektivní predace působená především planktonožravými rybami (Nilssen 1977, Papinska 1988).

Výsledkem různě velkých selekčních tlaků predace, kompetice a abiotických faktorů prostředí, které působí v každém habitatu odlišně, je množina různých životních cyklů (Nilssen 1978). Tyto cykly se na odlišných habitatech mohou lišit i mezi populacemi jednoho druhu (Kobari a Ban 1998). Podle počtu generací za sezónu rozlišujeme životní cykly polycyklické, dicyklické, roční, dvouleté nebo tříleté (Nilssen 1978). U jednoho druhu se můžeme setkat s různou délkou životních cyklů. Elgmork a kol. (1978) a Elgmork (1981) popisují u buchanky druhu *Cyclops scutifer* Sars výskyt životního cyklu ročního, dvouletého a tříletého. Rozdílná délka životního cyklu se může vyskytovat i v rámci jedné populace, jestliže je rozdělena na dvě odlišně se chovající frakce (Nilssen 1978). Pokud uvažujeme, že na modelový životní cyklus působí dočasné zhoršení podmínek, můžeme jeho průběh rozdělit na období růstu a období pozastaveného či zpomaleného růstu, v němž dochází k zesílení selekčních tlaků (Nilssen 1978). V tomto modelovém životním cyklu má většina vývojových stádií (C2 až C5 a dospělci) možnost zpomaleného růstu v pelagiálu nebo pozastaveného růstu v podobě diapausních stádií (Nilssen 1978). Pokud však v důsledku pravidelné změny intenzity selekčních tlaků do diapausy vstupují jen některá vývojová stádia, dochází k synchronizaci vývoje v celé populaci (Dahms 1995, Nilssen 1978). Význam této synchronizace tkví v lepším využívání potravních zdrojů, úspěšnějším čelení selekčním tlakům a také v zajištění efektivní reprodukce, která by byla při malých abundancích dospělců způsobených asynchronním vývojem nesnadná (Nilssen 1978, Papinska 1988). V přírodě nacházíme stav podobný modelovému životnímu cyklu, kdy jsou při zhoršení podmínek přítomna všechna vývojová stádia, i případ, kdy je populace tvořena jen omezeným počtem vývojových stádií (Nilssen 1977). Správnost předpokládaného základního modelu životního cyklu buchanek (Nilssen 1978) byla podpořena v laboratorních podmínkách u druhu *Cyclops*

vicinus Uljanin, když bylo indukováno pozastavení vývoje u všech teoreticky možných vývojových stádií (C2 až C5) (Spidler 1971, podle Nilssen 1978), ačkoliv v přírodě se jako diapausní kopepoditové stádium vyskytuje pouze C4 a C5 (Elgmork 1967). Přítomnost menšího počtu diapausních stádií odráží u buchanek různost vlivů selekčních tlaků na konkrétní vývojová stádia (Nilssen 1978). Dahms (1995) však upozorňuje, že diapausa je nejen jevem podmíněným podmínkami prostředí, ale také jevem podmíněným geneticky.

V případě zpomaleného růstu během nepříznivého období způsobeného predáčním tlakem ryb se někdy setkáváme vedle vstupu do diapausy i s vertikální migrací do vrstev s nedostatkem kyslíku nebo do blízkosti dna, kde klanonožci mohou nalézt před predátory částečné refugium (Nilssen 1978, Santer a Lampert 1995).

Životní cykly klanonožců zásadním způsobem ovlivňují také abiotické podmínky prostředí. Mezi nejvýznamnější z nich patří teplota a fotoperioda (délka dne), které se pojí se zeměpisnou šířkou. Díky tomu můžeme pozorovat odlišnost životních cyklů mezi podnebnými pásy (Nilssen 1978, Dahms 1995).

V alpinských a arktických podmínkách nebyla dosud zaznamenána diapausa (Elgmork a Eie 1989, Nilssen a Elgmork 1978). Teploty jsou zde po celý rok nízké a léto je příliš krátké, než aby během něj mohl proběhnout celý životní cyklus včetně vstupu do diapausy (Nilssen 1978). Do letního období je soustředěn vývoj herbivorních stádií (Elgmork a Eie 1989, Nilssen 1978). Ostatní selekční tlaky jsou také relativně stálé (Nilssen 1978). Druhy klanonožců obývajících toto prostředí jsou adaptovány na trvale nízké koncentrace fytoplanktonu (Santer 1998). Velmi častým chováním u buchanek v tomto prostředí je kanibalismus, kdy dospělci a starší kopepoditi způsobují silný predáční tlak na mladší vývojová stádia (Nilssen 1978).

Životní cykly klanonožců v temperátním pásu jsou charakteristické obrovskou variabilitou způsobenou změnami v intenzitě selekčních tlaků (Dahms 1995, Frisch 2002,

Nilssen 1978, Santer 1998). Jsou ovlivněny přítomností jarního maxima fytoplanktonu a případným predaním tlakem či kompeticí během tohoto období (Nilssen 1978, Santer a Lampert 1995). Výsledkem těchto procesů je vytvoření tzv. „letních“ a „zimních“ druhů a vstupování mnoha populací do diapausy (Nilssen 1978). Důvodem vzniku diapausy bývá často silná rybí predace (Nilssen 1978, Hairston a Olds 1984, Papinska 1988, Santer 1996). Diapausa nabízí klanonožcům výhodné refugium, neboť ryby nedokáží diapausní stádia ze sedimentu získávat (Nilssen 1977). V rámci temperátního klimatu nacházíme rozdíly v životních cyklech u populací obývajících nádrže s rozdílnou mírou prediktability selekčních tlaků (Hairston a Olds 1984, Nilssen 1978).

Vodními tělesy, ve kterých může docházet k nenadálým změnám abiotických i biotických faktorů prostředí, jsou především dočasné, malé nebo eutrofní nádrže (Nilssen 1978, Santer 1998). Dochází v nich k rozdělení populací do více vývojových linií, které zajišťují na jedné straně růst a reprodukci a na druhé straně přežití při neočekávané změně podmínek (Nilssen 1978, Santer 1998). Celkovým efektem je tedy tlumení dopadů případných katastrof. Významným selekčním tlakem jsou zde změny abiotických podmínek (Hairston a Olds 1984, Kobari a Ban 1998, Nilssen 1978). V dočasných nádržích dochází k vytváření diapausních stádií, která zajišťují přežití populace po dobu vysušení prostředí (Hairston a Olds 1984, 1986, 1987, Dahms 1995, Frish 2001, 2002). V malých nádržích se setkáváme se zimní diapausou vyvolanou buď zamrznutím a následným vznikem anoxického prostředí, nebo nízkými teplotami (Kobari a Ban 1998). Přítomna může být také letní diapausa podmíněná vznikem anoxického prostředí a vysokými teplotami (Dahms 1995, Frisch 2002). Eutrofní nádrže jsou charakterizované stabilním přísunem potravy během zimního období a málo prediktabilními podmínkami během léta (Nilssen 1978). Reprodukční období je oproti populacím obývajícím oligotrofní nádrže delší a mnohé druhy vykazují zimní a jarní aktivitu (Elgmork a Nilssen 1978). Tyto „zimní druhy“ jsou často adaptovány na vstup

do tzv. letní diapausy (Elgmork a Nilssen 1978). Hairston a Olds (1987) popisují u vznášivky druhu *Diaptomus sanguineus* Forbes rozdílné reprodukční chování v závislosti na prediktabilitě prostředí. V nádrži s malou meziroční variabilitou podmínek začíná produkce klidových vajíček před očekávaným zvýšením selekčního tlaku, avšak v nádrži s velkou meziroční variabilitou podmínek samice produkují vajíčka vyvíjející se ihned pouze v první snůšce a v každé další už jen vajíčka klidová. Walton (1985, podle Hairston a Olds 1987) popisuje u populace sladkovodní vznášivky *Onychodiaptomus birgei* produkci diapausních vajíček v závislosti na věku samic bez ohledu na roční období. Tuto strategii interpretuje jako adaptaci pro život ve vysoce neprediktabilním prostředí.

V prostředí s prediktabilními změnami podmínek, jako jsou velké oligotrofní a mesotrofní nádrže, vznikají specifické životní cykly postavené na každoročně se opakujících událostech (Nilssen 1978, Sarvala 1979). Vytváření diapausních stádií a další charakteristiky jednotlivých životních cyklů jsou podmíněny hlavně silou predančního tlaku a kompetice (Nilssen 1978). Nilssen (1977) v souvislosti se silným predančním tlakem ryb popisuje u druhu *Cyclops scutifer* Sars potlačení starších kopepoditových stádií během zimního období a naopak dominanci těchto stádií ve stejném období při poklesu predančního tlaku. Ve stejné nádrži zároveň zaznamenává vstup C5 velkého druhu *Cyclops abyssorum* Sars do zimní diapausy, neboť na něj je vyvíjen ještě větší predanční tlak než na předcházející druh. Predanční tlak způsobený planktonožravými rybami může být také důvodem letní diapausy (Kobari a Ban 1998, Papinska 1988, Santer 1998). Letní diapausa způsobená rybí predací se vyskytuje také u vznášivek (Hairston a Olds 1984, 1987) a plazivek (Sarvala 1979). Dalším selekčním tlakem, který může vyvolat vstup do letní diapausy je kompetice o limitované potravní zdroje (Hansen 1996). Letní diapausa v tomto případě představuje možnost jak se vyhnout nedostatku potravy pro herbivorní stadia buchanek v období silné kompetice ze strany zdatnějších herbivorních skupin (Santer a Lampert 1995). U velkých dravých druhů

klanonožců by diapausa mohla být také vyvolána snahou o vyhnutí se kanibalismu (Nilssen 1978). Synchronizace životního cyklu vyvolaná diapausou by totiž vedla k časovému oddělení mladých larválních stádií od dospělců (Nilssen 1977, Santer 1998). Papinska (1988) popisuje potlačení kanibalistického chování, pokud jsou dospělci během životního cyklu pod predačním tlakem ryb.

V některých případech je ve velkých nádržích diapausa vyvolána také abiotickými faktory. Takové případy jsou u klanonožců předpokládány v reakci na vznik anaerobních podmínek u bentických druhů (Santer 1998) nebo u druhů obývajících nádrže, které zamrzají na dlouhou dobu (Elgmork a kol. 1978, 1981). Zimní diapausa u severních populací druhu *Mesocyclops leuckarti* (Claus) (např. Vijverberg 1977), která není pozorována u populací jižních, jež v zimě pokračují nadále v reprodukci (Wyngaard 1988, podle Santer 1998), může být vyvolána abiotickým faktorem teploty. Dahms (1995) považuje zimní diapausu (hybernaci) některých populací za adaptaci, která mohla vzniknout v reakci na objevení se glaciálního klimatu. Ve velkých nádržích temperátního pásu není výjimkou ani nepřetržitá reprodukce během celého roku bez přítomnosti diapausních stádií (Hansen 1996, Papinska 1988, Santer 1998). Přítomnost všech vývojových stádií najednou totiž stačí populaci k vyrovnávání menších změn v intenzitě selekčních tlaků (Hansen 1996, Santer 1998).

Životní cykly v tropickém podnebném pásu jsou ovlivněny malými sezónními změnami abiotických i biotických faktorů (Burgis 1970). Populace klanonožců jsou tu polycyklické a nikdy u nich nebylo zaznamenáno vytváření diapausních stádií (Burgis 1971, podle Santer 1998). Díky nedokonalé synchronizaci růstu nacházíme i za případného zhoršení podmínek všechna vývojová stádía přítomná ve vodní sloupci (Nilssen 1978).

Iniciační a terminační faktory diapausy

Pokud je v životním cyklu klanonožce přítomen pravidelný vstup do diapausy, dochází k němu často ještě před nástupem selekčního tlaku (Hairston a Olds 1984, 1986). To znamená, že počátek diapausy může být podmiňován určitými iniciačními faktory, které nemusí přímo souviset se selekčními tlaky samotnými (Dussart a Defaye 2001, Hairston a Olds 1984, 1986).

Jako nejčastější indukční faktor diapausy je v literatuře uváděna fotoperioda, která též umožňuje klanonožcům vnímání času v průběhu životního cyklu (Dussart a Defaye 2001, Elgmork 1967, Hairston a Olds 1987). Fotoperioda jako indukční faktor také umožňuje synchronizaci vzniku diapausních stádií, a tedy i přechod do diapausy během krátké doby (Frisch 2001). Experimentálně byla prokázána existence kritické délky dne, po které dochází k hromadnému vstupu do diapausy (Hairston a Kearns 1995).

Vedle fotoperiody se na indukcii diapausy může prokazatelně podílet také teplota (Dahms 1995, Einsle 1996, Elgmork a Nilssen 1978, Kurashov 1996, Santer 1998). Hairston a Kearns (1995) a Hairston a Olds (1987) dokládají indukcii diapausy u vznášivky druhu *Diaptomus sanguineus* Forbes v závislosti na kombinaci faktorů fotoperiody a teploty, přičemž teplota je faktorem doplňujícím. V reakci na tyto dva podněty dochází u vznášivky k započetí tvorby diapausních vajíček (Hairston a Kearns 1995, Hairston a Olds 1984, 1986, 1987). Vliv teploty se zdá významnější ve velkých nádržích, protože malé nádrže mohou vykazovat fluktuace teploty v závislosti na množství srážek, což vede k rozrušení vazby s fotoperiodou a snížení schopnosti určování času během sezóny (Hairston a Olds 1987). Sarvala (1979) experimentálně potvrdil vliv vzrůstu teploty a prodloužení délky dne na vstup do letní diapausy u plazivky druhu *Canthocamptus staphylinus* (Jurine). Wierzbicka (1962) popisuje u druhu *Cyclops bohater* Kozminski vstup do diapausy v důsledku snížení teploty

a Szlauer (1963) vyslovuje hypotézu, že zimní diapausa u druhu *Mesocyclops leuckarti* (Claus) může být indukována postupným poklesem teploty.

Jako další faktory indukující vstup do diapausy jsou navrhovány také postupný pokles potravní dostupnosti (Smyly 1961) a zhoršení respiračních podmínek (Szlauer 1963).

Klanonožci jsou dobře vybaveni mechanickými i chemickými receptory, a tak jsou pravděpodobně schopni dobře vnímat změny vlastností prostředí, jako jsou třeba přítomnost predátorů, změny v abundanci fytoplanktonu nebo změny ve vlastní populační denzitě (Dahms 1995). Z tohoto důvodu by se na iniciaci i terminaci diapausy mohla podílet exkrece metabolických produktů či feromony (Dahms 1995).

Rozšířenou představou možné indukce vstupu do diapausy jsou tzv. „biologické hodiny“ a hormonální změny uvnitř těla klanonožců (Elgmork 1967, Dussart a Defaye 2001).

Včasné ukončení diapausy má velký význam především u buchaneč, které mají relativně krátkodobou diapausu (Hairston a kol. 2000). Stejně jako v případě indukce diapausy se i zde předpokládá vliv různých terminačních faktorů, které v tomto případě zajišťují vyhlínutí naupliových stádií za příhodných podmínek prostředí (Dahms 1995).

Za hlavní faktory regulující ukončení diapausy se, stejně jako u iniciace, považují délka dne a především teplota (De Stasio 2004, Elgmork 1967, Vijverberg 1977). Sarvala (1979) popisuje probuzení z letní diapausy u plazivky *Canthocamptus staphylinus* (Jurine) způsobené poklesem teploty vody pod prahovou hodnotu. Wierzbicka (1962) u druhu *Cyclops vicinus* Uljanin naopak vliv teploty vylučuje a za terminační faktor považuje nárůst koncentrace kyslíku u dna. Změnu koncentrace rozpuštěného kyslíku popisuje jako terminační faktor také Szlauer (1963). Dahms (1995) vylučuje vliv fotoperiody na ukončení diapausy u klidových vajíček.

K probouzení z diapausy v prostředí s malými změnami podmínek prostředí by mohly být využívány vnitřní fyziologické stimuly (Dahms 1995, De Stasio 2004, Elgmork 1967).

Závěr

Klanonožci prodělávají složité životní cykly, během kterých projdou celkem 11 larválními stádii. Tyto cykly můžeme chápat jako výsledek adaptivní odpovědi na selekční tlaky působené prostředím. Jejich velká variabilita je způsobená specifickým poměrem těchto selekčních tlaků v každém prostředí. Odlišné životní cykly proto nacházíme nejen mezi druhy, ale i mezi populacemi stejného druhu. Nejvýznamnějšími selekčními tlaky jsou velikostně selektivní rybí predace, kompetice mladých larválních stádií se specializovanými herbivory, teplota a množství rozpuštěného kyslíku. Velký význam má také predace působená velkými druhy klanonožců a rovněž kanibalismus.

Pokud dochází během sezóny k výrazným fluktuacím intenzity selekčních tlaků, je u klanonožců indukován mechanismus diapausy. Diapausa je stav, který prostřednictvím diapausních stádií vstupujících do sedimentů dna umožňuje vyhnout se nepříznivým podmínkám prostředí. Dalším možným významem diapausy je synchronizace vývoje jedinců v populaci, která může také přinášet značné selektivní výhody. U jedinců vstupujících do diapausy je dočasně pozastaven vývoj a přijímání potravy. V případě, že jde o diapausu pasivní, ustává veškerá pohybová aktivita. Tento proces je doprovázen různými fyziologickými změnami, které mají za následek i zvýšení odolnosti proti vysychání a přítomnosti anaerobního prostředí. Skupiny, kterým jsem se v této práci věnoval, mají svá specifická diapausní stadia. Pro buchanky jsou nejtypičtější diapausní kopepoditi, pro vznášivky klidová vajíčka a pro plazivky klidová vajíčka a encystování adulti.

Ačkoliv jsou klanonožci významnou skupinou vodních živočichů, zůstávají mnohé stránky jejich životních cyklů dosud neobjasněny. Většina interpretací adaptivního významu těchto složitých životních strategií je založena pouze na hypotézách. O životních cyklech některých skupin nevíme dokonce vůbec nic. Dosud byla větší pozornost věnována jen

některým mořským zástupcům a sladkovodním planktonním druhům Evropy a Severní Ameriky.

Seznam použité literatury

- Baud, A., Cuoc, C. a Alekseev, V.** (2004): Ultrastructure of the digestive tract of *Diacyclops thomasi* (Cyclopoida, Copepoda) during different stages of encystment during a summer diapause. *Acta Zoologica* 85: 181-189.
- Brandl, Z.** (2005): Freshwater copepods and rotifers: predators and their prey. *Hydrobiologia* 546: 475-489.
- Burgis, M. J.** (1970): The effect of temperature on the development time of eggs of *Thermocyclops* sp., a tropical cyclopoid copepod from Lake George, Uganda. *Limnology and Oceanography* 15(5): 742-747.
- Calliari, D., Sanz, K., Martínez, M., Cervetto, G., Gómez, M. a Basso, C.** (2003): Comparison of the predation rate of freshwater cyclopoid copepod species on larvae of the mosquito *Culex pipiens*. *Medical and Veterinary Entomology* 17: 339-342.
- Couch, K. M., Burns, C. W. a Gibert, J. J.** (1999): Contribution of rotifers to the diet and fitness of *Boeckella* (Copepoda : Calanoida). *Freshwater Biology* 41: 107-118.
- Couch, K. M., Downes, M. a Burns, C. W.** (2001): Morphological differences between subitaneous and diapause eggs of *Boeckella triarticulata* (Copepoda: Calanoida). *Freshwater Biology* 46: 925-933.
- Dahms, H.-U.** (1995): Dormancy in Copepoda – an overview. *Hydrobiologia* 306: 199-211.
- De Stasio, B. T., Jr.** (1989): The seed bank of a freshwater crustacean: Copepodology for the plant ecologist. *Ecology* 70(5): 1377-1389.
- De Stasio, B. T.** (2004): Diapause in Calanoid Copepods: within-clutch hatching patterns. *Journal of Limnology* 63(1): 26-31.
- Dussart, B. H. a Defaye, D.** (2001): Copepoda: Introduction to the Copepoda. In: Dumont, H. J. F. (ed.): *Guides to the identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World*. SPB Academic Publishing, Amsterdam, 344 s.
- Einsle, U.** (1983): Long term changes in planctonic associations of crustaceans in Lake Constance and adjacent waters and their effects on competitive situations. *Hydrobiologia* 106: 127-134.
- Einsle, U.** (1996): Copepoda: Cyclopoida – Genera *Cyclops*, *Megacyclops*, *Acanthocyclops*. In: Dumont, H. J. F. (ed.): *Guides to the identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World*. SPB Academic Publishing, Amsterdam, 82 s.
- Elgmork, K.** (1962): A bottom resting stage in the planctonic freshwater copepod *Cyclops scutifer* Sars. *Oikos* 13(2): 306-310.
- Elgmork, K.** (1967): Ecological aspects of diapause in copepods. *Proceedings of the Symposium on Crustacea – Part III*: 947-954.
- Elgmork, K.** (1981): Extraordinary prolongation of the life cycle in a freshwater planktonic copepod. *Holarctic Ecology* 4: 278-290.

- Elgmork, K.** (1996): Variation in turbidity of diapause in freshwater cyclopoid copepods. *Hydrobiologia* 320: 63-70.
- Elgmork, K. a Eie, J. A.** (1989): Two- and three-year life cycles in the planctonic copepod *Cyclops scutifer* in two high mountain lakes. *Holarctic Ecology* 12: 60-69.
- Elgmork, K. a Nilssen, J. P.** (1978): Equivalence of copepod and insect diapause. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 20: 2511-2517.
- Elgmork, K., Nilssen, J. P., Broch, T. a Øvrevik, R.** (1978): Life cycle strategies in neighbouring populations of the cioepod *Cyclops scutifer* Sars. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 20: 2518-2523.
- Frish, D.** (2001): Life cycles of two freshwater copepods *Cyclops strenuus* Fisher and *Cyclops insignis* Claus (Cyclopoida, Copepoda) in an amphibious floodplain habitat. *Hydrobiologia* 453/454: 285-293.
- Frisch, D.** (2002): Dormancy, dispersal and the survival of cyclopoid copepods (Cyclopoida, Copepoda). *Freshwater Biology* 47: 1269-1281.
- Hairston, N. G., Jr., Hansen, A.-M. a Schaffner, W. R.** (2000): The effect of diapause emergence on the seasonal dynamics of a zooplankton assemblage. *Freshwater Biology* 45: 133-145.
- Hairston, N. G., Jr. a Kearns, C. M.** (1995): The interaction of photoperiod and temperature in diapause timing: a copepod example. *Biological Bulletin* 189 (1): 42-48.
- Hairston, N. G., Jr. a Olds, E. J.** (1984): Population differences in the timing of diapause: adaptation in a spatially heterogenous environment. *Oecologia* 61: 42-48.
- Hairston, N. G., Jr. a Olds, E. J.** (1986): Partial photoperiodic control of diapause in three populations of the freshwater copepod *Diaptomus sanguineus*. *Biological Bulletin* 171(1): 135-142.
- Hairston, N. G., Jr. a Olds, E. J.** (1987): Population differences in the timing of diapause: a test of hypotheses. *Oecologia* 71 (3): 339-344.
- Hairston, N. G., Jr., Van Brunt, R. A., Kearns, C. M. a Engstrom, D. R.** (1995): Age and survivorship of diapausing eggs in a sediment egg bank. *Ecology* 76 (6): 1706-1711.
- Hansen, A.-M.** (1996): Variable life history of a cyclopoid copepod: the role of food availability. *Hydrobiologia* 320: 223-227.
- Jamieson, C. D. a Santer B.** (2003): Maternal aging in the univoltine freshwater copepod *Cyclops kolensis*: variation in egg size, egg development times, and naupliar development times. *Hydrobiologia* 510: 75-81.
- Kobari, T. a Ban, S.** (1998): Life cycles of two limnetic cyclopoid copepods, *Cyclops vicinus* and *Thermocyclops crassus*, in two different habitats. *Journal of Plankton Research* 20(6): 1073-1086.
- Kumar, R. a Rao, R.** (1999): Demographic responses of adult *Mesocyclops thermocyclopoides* (Copepoda, Cyclopoida) to different plant and animal diets. *Freshwater Biology* 42: 487-501.

- Kurashov, E. A.** (1996): Distribution and summer diapause of *Canthocamptus staphylinus* (Jurine) (Copepoda: Harpacticoida) in Lake Ladoga. *Hydrobiologia* 320: 191-196.
- Maier, G.** (1990): The seasonal dynamics of *Thermocyclops dybowskii* (Lande, 1890), in a small pond (Copepoda, Cyclopoida). *Crustaceana* 59(1): 76-81.
- Naess, T. a Nilssen, J. P.** (1991): Diapausing fertilized adults – a new pattern of copepod life cycle. *Oecologia* 86: 368-371.
- Nilssen, J.P.** (1977): Cryptic predation and the demographic strategy of two limnetic cyclopoid copepods. *Memorie dell' Istituto Italiano di Idrobiologia* 34: 187-196.
- Nilssen, J.P.** (1978): On the evolution of life histories of limnetic cyclopoid copepods. *Memorie dell' Istituto Italiano di Idrobiologia* 36: 193-214.
- Papinska, K.** (1988): The effect of fish predation on *Cyclops* life cycle. *Hydrobiologia* 167/168: 449-453.
- Rabette, C. a Lair, N.** (1999): Spatial and temporal distribution of benthic stages of *Cyclops vicinus* and *Chaoborus flavicans* in relation to abiotic factors and benthic fauna. *Hydrobiologia* 390: 61-72.
- Rzóska, J.** (1961): Observations on tropical rainpools and general remarks on temporary waters. *Hydrobiologia* 17: 265-286.
- Santer, B.** (1998): Life cycle strategies of free-living copepods in fresh waters. *Journal of Marine Systems* 15: 327-336.
- Santer, B. a Lampert, W.** (1995): Summer Diapause in Cyclopoid Copepods: Adaptive Response to a Food Bottleneck?. *The Journal of Animal Ecology* 64(5): 600-613.
- Sarvala, J.** (1979): A partenogenetic life cycle in a population of *Canthocamptus staphylinus* (Copepoda, Harpacticoida). *Hydrobiologia* 62(2): 113-129.
- Smyly, W. J. P.** (1968): Number of eggs and body-size in the freshwater copepod *Diaptomus gracilis* Sars in the English Lake District. *Oikos* 19(2): 323-338.
- Smyly, W. J. P.** (1977): A note on the Resting Egg of *Holopedium gibberum* Zaddach (Crustacea: Cladocera). *Microscopy* 33: 170-171.
- Sommer, U., Sommer, F., Santer, B., Jamieson, C., Boersma, M., Becker, C. a Hansen, T.** (2001): Complementary impact of copepods and cladocerans on phytoplankton. *Ecology Letters* 4: 545-550.
- Szlauer, L.** (1963): The resting stages of Cyclopidae in Stary Dwór Lake. *Polskie Archiwum Hydrobiologii* 11(24): 385-394.
- Vijverberg, J.** (1977): Population structure, life histories and abundance of copepods in Tjeukemeer, the Netherlands. *Freshwater Biology* 7: 579-597.
- Wierzbička, M.** (1962): On the resting stage and mode of life of some species of Cyclopoida, *Polskie Archiwum Hydrobiologii* 10 (23): 215-229.

Převzaté citace:

- Borutzki, E. W.** (1929): Zur Frage über den Ruhezustand bei Copepoda – Harpacticoida. Dauereier bei *Canthocamptus arcticus* Lilljeborg. Zool. Anz. 83: 225-233.
- Burgis, M. J.** (1971): The ecology and production of copepods, particularly *Thermocyclops hyalinus*, in the tropical Lake George, Uganda. Freshwater Biology 1: 169-192.
- Chappuis, P. A.** (1955): Notes sur les Copépodes. 18. Nouveaux Harpacticoides des Pyrénées. 19. Harpacticoides des Iles du Pacifique. Notes Biospéol. 10: 89-101.
- Lang, K.** (1948): Monographie der Harpacticiden. Vol. I-II. Lund.
- Maier, G.** (1990): Spatial distribution of resting stages, rate of emergence from diapause and times to adulthood and to appearance of the first clutch in 3 species of cyclopoid copepods. Hydrobiologia, 206: 11-18.
- Nielsen, L. B.** (1966): Studies on the biology of Harpacticoida (Copepoda, Crustacea) in Danish beach leaf litter. Nat. Jutl. 12: 195-211.
- Roy, J.** (1931): Sur l'existence de la parthénogenèse chez une espèce de Copépodes (*Elaphoidella bidens*). C. r. Séanc. Acad. Sci. Paris 192 (8): 507-509.
- Spidler, K.-D.** (1971): Dormanzauslösung und Dormazcharakteristika beim Süßwassercopepoden *Cyclops vicinus*. Zool. Jb. Physiol. 76: 139-151.
- Walton, W. E.** (1985): Factors regulating the reproductive phenology of *Onychodiaptomus birgei* (Copepoda: Calanoida). Limnology & Oceanography 30: 167-179.
- Wyngaard, G. A.** (1988): Geographical variation in dormancy in a copepod: evidence from population crosses. Hydrobiologia: 167-168, 367-374.